

Variations et gradient axial chez l'Hydroméduse

CLADONEMA RADIATUM DUJ.

PAR

JEAN PASTEELS

(Laboratoire d'Embryologie, Faculté de Médecine, Université de Bruxelles).

Il existe en général chez les Hydroméduses, un nombre caractéristique, spécifique et défini d'éléments radiaires (canaux, tentacules, palpes oraux, etc.); toutefois, l'espèce *Cladonema radiatum* DUJ. se singularise par la fréquence des variations numériques de ces organes. Les observations faites à ce sujet ont été fort bien résumées et discutées dans un article récent de R. WEILL (1937) auquel nous renvoyons le lecteur soucieux du détail (cf. en particulier le tableau de la page 452). La substance en est la suivante : certaines populations sont d'un même type, à l'état pur (GEGENBAUR, 1853, HARTLAUB, 1887, Lengerich, 1923 : 8 tentacules ; UCHIDA, 1925 : 9 tentacules, décrit sous le nom de *Cl. Mayeri* ; HINCKX, 1868 et ALLMAN, 1871 : 10 tentacules). D'autres populations sont mixtes. Les unes ont une majorité de méduses à 8 tentacules (BILLARD, 1905, WEILL, 1937) ; d'autres une majorité de méduses à 9 tentacules (PERKINS, 1908). Quant à l'étendue des variations, dans une population mixte, elle est assez forte, pouvant s'étendre de 7 à 11 tentacules. Signalons de plus, et soulignons-le d'ailleurs, qu'il existe un certain parallélisme entre la variation des tentacules et des autres éléments radiaires, les méduses à 7 tentacules possédant le plus souvent 4 palpes oraux et poches gastriques, les méduses à 8, 9 et 10 tentacules en ayant respectivement 5, 6 et 7. Enfin, quant à la distribution géographique, le type 8 pur s'est trouvé en Méditerranée, le type 9 pur au Japon, le type 10 en Angleterre ; le type mixte 8 sur les côtes françaises et aux Ber-

mudes, le type 9 mixte en Floride. R. WEILL fait remarquer que la distinction éventuelle d'espèces comme *Cladonema Mayeri* (type 9) ne peut se défendre " que par des considérations relatives à leur isolement géographique ". La découverte faite par cet auteur, aux Iles Bermudes, d'une population mixte, lui permet d'affirmer que " l'unique espèce *Cladonema radiatum* est cosmopolite, mais d'une variabilité souvent très grande, de nature et de degrés différents selon les localités " (loc. cit., p. 463).

En août 1938, j'ai eu l'attention attirée par d'abondantes petites méduses apparues dans l'aquarium d'eau de mer du laboratoire d'Embryologie. Je les ai soumises à M. le Dr LELOUP, du Musée d'Histoire naturelle de Bruxelles, qui a eu l'amabilité de me les déterminer (*Cladonema radiatum* DUJ.) et de me procurer des documents bibliographiques. Les polypes se retrouvèrent bientôt sur les parois de l'aquarium. Nourrie par d'abondants Copépodes amenés par des Pholades stockées dans l'aquarium, cette colonie fut bientôt d'une prospérité extraordinaire. Il s'agit d'une population mixte à prédominance 8. D'après la nature des animaux ayant séjourné dans l'aquarium, et ayant dû servir de véhicule aux polypes initiaux, leur provenance peut être fixée comme étant la Mer du Nord (côtes du Boulonnais, de Belgique ou de Zélande).

Le nombre très élevé de Méduses que j'ai pu observer (mes statistiques portent sur 480 individus) me permettent d'apporter des détails nouveaux au sujet de ces variations et surtout de leur genèse. J'ai pu étudier en effet un grand nombre d'individus à *tous les stades*, depuis celui de la méduse encore pédiculisée sur le polype, mais sur le point de se libérer jusqu'à la maturité sexuelle.

Entr'autres anomalies, j'ai récolté sur un millier d'individus à peu près, 13 cas de scissiparité axiale à des degrés d'évolution variables. Ils sont envisagés séparément dans une note sous presse, au Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique.

1) Les types basaux et leur genèse.

L'examen d'ensemble de la statistique montre que les 480 méduses peuvent se répartir *grosso-modo* en quatre catégories :

a) celle des "types" initiaux correspondant à ceux que l'on trouve dans certaines populations pures (voir plus haut).

b) des individus ayant un nombre trop élevé soit de palpes oraux, soit de palpes oraux et de poches gastriques par rapport au nombre des rayons ombrellaires.

c) des individus ayant un manubrium correspondant à un de ces types, mais un nombre trop élevé de canaux gastrovasculaires et de tentacules.

d) quelques individus très aberrants semblent échapper à toute systématisation.

Envisageons la première catégorie. Les trois types à 7, 8, 9 tentacules se rencontrent dans la proportion suivante :

Total 480	7 tentacules	1 seul individu	> 1	%
	8 "	223 individus	46,45	%
	9 "	71 "	14,79	%

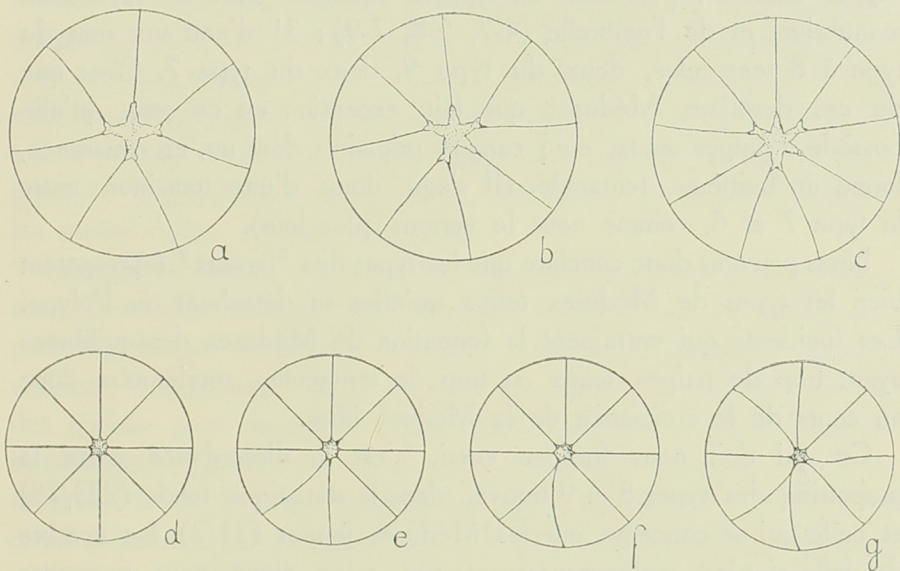


Fig. 1. — Ombrelles vues de haut :

a) Type basal 7 ; b) Type basal 8 ; c) Type basal 9 ; d à g) méduses très jeunes de 0,6 mm.

Le type à 10 tentacules décrit par HINCKX et ALLMAN n'a pu être trouvé ; quoique comme nous le verrons, son existence ne soit nullement exclue dans l'ensemble de la population.

Dans toutes ces méduses, il existe une corrélation évidente entre le nombre des rayons du manubrium (palpes oraux, poches gastriques) et le nombre de rayons ombrellaires (c'est-à-dire canaux et tentacules). En effet, le fond entérique (vu de haut sur les fig. 1, a, b, c) se présente toujours sous forme d'une étoile ayant un nombre de branches égal à celui des rayons du manubrium. Il y a ainsi for-

mation de 4, 5, 6, canaux "primaires", correspondant aux 4, 5, 6, rayons du manubrium. Mais régulièrement, et en alternant autant que possible, trois de ces canaux se subdivisent bientôt, de sorte qu'aux 4, 5, 6 rayons de manubrium correspondent 7, 8, 9 rayons ombrellaires. C'est donc au niveau de l'extrémité entérique des canaux gastro-vasculaires que se réalise la curieuse transition entre la symétrie rayonnée de base n du manubrium, et la symétrie de base $n + 3$ de l'ombrelle.

L'examen de toutes jeunes Méduses, soit sur le point de se libérer, soit à peine libérées, est des plus instructif. 35 cas de ces animalcules dont la taille varie entre 0,5 et 0,6 mm. ont été étudiés. *A une seule exception près, ils appartiennent à la catégorie des "types basaux"*, possédant un rapport équilibré entre les rayons du manubrium et de l'ombrelle (4-7, 5-8, 7-9); 31 d'entr'eux sont du type à 8 tentacules, deux du type 9, deux du type 7. C'est une de ces dernières Méduses qui fait exception en ce sens qu'elle possède 5 palpes oraux, cinq canaux primaires dont un, en croissance, forme un huitième tentacule. (Il s'agit donc d'une transition entre le type 7 et 8, comme nous le verrons plus loin).

Nous pouvons donc conclure que les types dits "basaux" représentent bien les types de Méduses telles qu'elles se détachent du Polype. Les incidents qui entraînent la formation de Méduses déséquilibrées ayant trop de palpes oraux ou trop de tentacules, surviennent donc au cours de la croissance de la Méduse libre.

Ce qui doit nous frapper aussi, c'est la discordance entre la proportion des types 8 et 9 trouvée dans la statistique totale (223/78) et celle qui ne concerne que les Méduses jeunes (31/2). Le nombre de celle-ci n'est malheureusement pas assez élevé pour permettre une conclusion ferme, mais il y a néanmoins fort grande probabilité que les Méduses du type 9 ne se soient pas *toutes* détachées comme telles du Polype.

Enfin, le fait assurément le plus curieux que nous ait montré ces Méduses très jeunes, c'est l'*adaptation de la symétrie ombrellaire à la symétrie du manubrium*. En effet, une Méduse se détachant du Polype sous les yeux même de l'observateur (j'ai pu en observer quatre) montrent huit canaux gastro-vasculaires se détachant tous indépendamment du fond entérique (fig. 1, d). Quant aux Méduses libres de 0,6 mm. elles sont ou bien du type adulte ou bien offrent toutes les transitions entre les huit canaux indépendants et les cinq canaux primaires à trois bifurcations de l'adulte. Comme on le verra

sur les fig. 1, e, f, g, on assiste au rapprochement progressif de la de la base des deux canaux jusqu'au moment où ils confluent. Trois paires subissent progressivement le même sort. Visiblement, la symétrie radiaire de la base de l'ombrelle est influencée par celle du manubrium.

2) Apparition de rayons nouveaux.

Un examen d'un lot de Méduses prises à tout hasard ne tardera pas à démontrer la formation d'éléments radiaires nouveaux, que l'étude des Méduses jeunes nous laissait prévoir. L'apparition d'un nouveau bouton oral est assez fréquente. Elle peut se faire de deux façons. Ou bien un bouton oral s'élargit de façon anormale et se scinde en deux éléments, ou bien encore un bouton néoformé croît progressivement entre deux autres. De toute façon, *cette apparition d'un élément nouveau à la base du manubrium déclenche toute une onde morphogénétique qui se propage dans le sens oro-aboral*. Ce qui a pu être vérifié de deux façons : en suivant l'évolution progressive de Méduses isolées et en observant, de façon statistique, les divers stades de cette croissance.

Lorsque le bouton oral est bien constitué, on voit, après un délai un peu variable suivant les individus (entre 3 et 14 jours), une poche gastrique se scinder en deux poches secondaires ; celles-ci croissent à leur tour. Dans certains cas cependant, cette réaction des poches peut manquer. Mais dans tous les cas, à la base du manubrium, apparaît un canal gastro-vasculaire nouveau. Le plus souvent, il se détache indépendamment, constituant un nouveau canal primaire ; parfois cependant, il naît à la base d'un autre canal constituant une bifurcation nouvelle ou même trifurcation. Le canal gastro-vasculaire en voie de croissance descend lentement tout le long de l'ombrelle, son extrémité inférieure étant dilatée en une petite ampoule. Il atteint le canal marginal en une huitaine de jours. Au lieu de contact du canal radiaire et du canal marginal apparaît une dilatation ; au sein de celle-ci apparaîtra très vite une tache oculaire. Lorsque celle-ci est formée, le tentacule ne tardera pas à s'édifier et à croître progressivement. En même temps, les tentacules s'écartent les uns des autres de façon à rétablir la distance égale qui les sépare normalement.

Pour peu qu'il n'y ait pas eu d'aberrations au niveau des poches gastriques, ou au niveau de la naissance des canaux radiaires, et ces anomalies sont rares, cette évolution aboutit évidemment à constituer

à partir d'une Méduse de type 7 une Méduse de type 8 normal, et à partir d'un animal de type 8, un type 9. Il faut trouver là l'explication du fait qu'il n'y ait eu, dans l'ensemble de 480 Méduses examinées, qu'une seule de type 7 normal (ne mesurant que 6 mm.), alors que 12 sont nettement intermédiaires entre le type 7 et le type 8. Nous comprenons aussi pourquoi dans l'ensemble de la population (adultes et jeunes), nous trouvons une proportion plus grande de types 9 qu'en ne considérant que les jeunes Méduses.

La catégorie des Méduses déséquilibrées possédant un trop grand nombre de palpes oraux pour leurs tentacules est composée évidemment d'animaux dont un rayon est ainsi en voie de croissance progressive. En voici d'ailleurs le détail, résumé dans des tableaux constitués comme suit : les colonnes indiquent, en allant de gauche à droite le nombre des éléments radiaires depuis la bouche jusqu'aux tentacules. Chaque ligne horizontale résume donc un type déterminé. De haut en bas s'élèveront les types successifs résultant de la croissance progressive d'un rayon. Le symbole + 1 désigne un élément en voie de formation.

a) 7 tentacules.

Nombre d'individus	Palpes —	Poches gastr.	Canaux prim.	Canaux —	Tentacules —
1 (0,6 mm.)	4	4	4	7	7
3	5	5	4	7	7
4	5	5	5	7 + 1	7
1	5	5	5	8	7 + 1
1	5 + 1	5	5	7 + 1	7
2	6	5	5	7 + 1	7
1	6	6	4 + 1	7 + 1	7

J'ai récolté en tout 15 méduses à 7 tentacules (3 %). 2 seront analysées ultérieurement ; une seule est du type normal, il s'agit, comme nous l'avons vu, d'un jeune animal de 0,6 mm. Les 12 autres sont en voie de croissance oro-aborale. Quatre d'entr'elles (4 dernières lignes du tableau) sont fort curieuses. Tandis qu'une première onde morphogénétique s'est élevée tout le long du manubrium et a atteint l'ombrelle, avant que le nouveau tentacule ne se forme, une seconde naît au niveau de la bouche. Il en résulte ainsi des méduses ayant 6 palpes oraux, 5 ou 6 poches gastriques, mais 5 canaux primaires, un 8^e canal radiaire en croissance et 7 tentacules,

b) 8 tentacules.

Nombre d'individus	Palpes —	Poches gastr.	Canaux prim.	Canaux —	Tentacules —
223	5	5	5	8	8
14	5 + 1	5	5	8	8
1	6	5	5	8	8
2	6	5 + 1	5	8	8
2	6	6	5	8	8
8	6	6	5 + 1	8 + 1	8
2	6	6	6	9	8 + 1
1	5 + 2	5	5	8	8
1	7	6	5	8	8

Donc pour 223 animaux normaux du type 8 tentacules (46,6 % du total), nous en trouvons 31 en voie de croissance oro-aborale (6,7 % du total). Deux seulement montrent deux influx morphogénétiques simultanés. La proportion semble être bien moindre que pour le type à 7 tentacules.

c) 9 tentacules.

Nombre d'individus	Palpes —	Poches gastr.	Canaux prim.	Canaux —	Tentacules —
72	6	6	6	9	9
1	7	6	6	9	9
1	7	7	6	9	9
1	7	7	7	9	9 + 1
1	7 + 1	7	6	9	9

Par rapport aux 72 méduses normales à 9 tentacules (15 % du total), 4 seulement (> 1 %) sont en voie de croissance oro-aborale. Il semble donc bien que cette croissance devienne de plus en plus rare au fur et à mesure que le nombre de rayons augmente.

3) Croissance périphérique.

La formation d'éléments nouveaux ne débute pas nécessairement au niveau de l'extrémité orale. En effet, dans un certain nombre de cas (cf, les statistiques plus loin), on peut, en l'absence de toute croissance nouvelle au niveau du manubrium, voir partir de la base de l'entéron un canal radiaire en néoformation. Ce point de départ peut s'amorcer

sur un autre canal, constituant ainsi une bifurcation ou même une trifurcation à partir d'un court canal primaire, ou bien encore — mais plus rarement — le canal nouveau peut naître isolément de la base entérique (fig. 2, a). Dans d'autres cas, l'on voit, à un niveau variable de la partie moyenne ou basse d'un canal radiaire, partir un prolongement qui diverge de plus en plus, au fur et à mesure qu'il se dirige

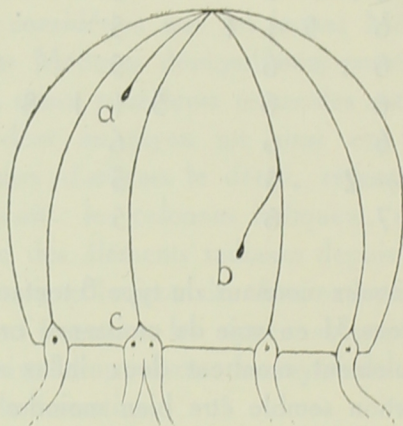


Fig. 2. — Schématisation de la croissance périphérique :

- a) à partir de la base de l'entéron ; b) à partir d'un canal gastro-vasculaire ;
c) subdivision d'un tentacule.

vers le bas (fig. 2, b). De toutes façons, ces canaux néoformés s'avancent progressivement vers le bord de l'ombrelle, y rencontrent le canal circulaire, ce qui amène la formation d'une tache oculaire, puis d'un tentacule.

Enfin, dans d'autres cas encore, c'est au niveau de la base du tentacule même que s'amorce la néoformation (fig. 2, c). C'est la tache oculaire qui se dédouble en premier lieu, puis l'axe tentaculaire dont les deux moitiés restent quelque temps accolées. Elles se séparent et divergent de plus en plus entraînant une petite bifurcation du canal gastro-vasculaire sus-jacent.

Chose caractéristique, si ces néoformations périphériques se propagent dans le sens oro-aboral (de haut en bas dans l'ombrelle), elles n'exercent aucune influence sur les éléments du manubrium. L'onde morphogénétique se propage toujours dans le sens oro-aboral et jamais dans le sens inverse.

a) Type basal à 7 tentacules.

Rappel { Normal : 1.
Croissance oro-aborale : 12 (1,5 %).

Croissance périphérique :

Nombre —	Rayon du manubrium	Canaux au sommet de l'ombrelle	Canaux au bas de l'ombrelle	Tentacules —
1	4	7	8	8

Donc on ne trouve sur 480 méduses qu'un seul individu du type 7 présentant de la croissance périphérique ; de plus, un individu complexe à croissance orale et périphérique, dont il sera question plus loin.

b) Type basal à 8 tentacules.

Rappel	{	Normaux : 223 (46,5 %). Idem, mais disposition anormale des canaux : 8.
		Croissance oro-aborale : 31 (6,7 %).

Croissance périphérique :

Nombre —	Rayons du manubrium	Canaux au sommet de l'ombrelle	Canaux au bas de l'ombrelle	Tentacules —
7 (a)	5	8 + 1	8	8
30 (b)	5	9	9	9
3 (c)	5	9 + 1	9	9
7 (d)	5	8	8 + 1	8 + 1
28 (e)	5	8	9	9
6 (f)	5	8	9 + 1	9 + 1
3 (g)	5	9	10	10

Total . . . 84 (17,5 %)

Soulignons d'abord la fréquence de ces croissances périphériques. En effet, pour 223 individus normaux (46,5 %) nous avons 31, soit 6,7 % en croissance oro-aborale ; nous en trouvons à présent 84, soit 17,5 % en croissance périphérique.

Notons ensuite que deux processus de croissance périphérique peuvent survenir chez un même individu ; dans la catégorie (c) un rayon supplémentaire s'est déjà constitué dans l'ombrelle au moment où s'en forme un autre ; dans la série (f), un premier canal s'est déjà bifurqué à sa périphérie alors qu'un second est en voie de bifurcation ; dans la série (g), on observe la superposition d'une

croissance à partir du fond entérique et d'une autre à partir de l'extrémité inférieure du canal.

c) Type basal à 9 tentacules :

Rappel { Normaux : 71 (14,8 %).
Croissance oro-aborale : 5 (1 %).

Croissance périphérique :

Nombre —	Rayons du manubrium	Canaux au sommet de l'ombrelle	Canaux au bas de l'ombrelle	Tentacules —
1	6	6 + 1	9	9
7	6	7	10	10
3	6	6	9 + 1	9 + 1
4	6	6	10	10
2	6	6	10 + 1	10 + 1
<hr/>				
Total . .	17 (3,5 %)			

La proportion 3,5/14,8 entre le nombre des croissances périphériques et le nombre des individus "basaux" à 9 tentacules reste élevée et ne s'écarte pas trop de la même proportion pour le type 8 (17,5/46,5). Notons aussi que le nombre de croissances périphériques (17,5 : 5 %) l'emporte de beaucoup sur celui des croissances oro-aborales (5,1 %). La forte diminution des croissances que nous avons observé en ce qui concerne le processus oro-aboral ne semble pas s'appliquer pour la croissance périphérique.

4) *Individus complexes.*

Croissance oro-aborale et croissance périphérique peuvent se superposer dans le même individu. Il en résultera une organisation à première vue difficilement compréhensible. Un individu possède par exemple 6 palpes oraux dont 1 en voie de développement, 6 canaux primaires dont 3 se bifurquent et 1 se trifurque, 11 canaux et tentacules. Il s'agit d'une Méduse qui est au début d'une croissance oro-aborale et qui a subi deux croissances périphériques à partir de la base du manubrium. Un autre possède 6 palpes oraux, 6 poches gastriques, 5 canaux primaires, 8 canaux dont 2 se bifurquent. Il montre actuellement 8 tentacules, mais ne tardera pas à en avoir 10. Lorsque l'onde morphogénétique arrêtée à présent au

fond du manubrium aura achevé son parcours, l'animal aura 11 tentacules. J'ai pu relevé 18 de ces cas complexes (3,5 % du total). Ils ont en général un nombre de tentacules élevé. Un seul en montre un douzième en formation. Sur les 480 Méduses observées, c'est le seul individu possédant 12 tentacules (exception faite des Méduses en voie de scissiparité avancée, cf. *Bull. Mus. Hist. Nat. Belg.*).

5) Statistique des types basaux d'après la taille.

Au moment de leur libération, les Méduses ont une taille de 0,6 mm. Nous avons vu qu'à ce stade, le type 8 prédomine fortement. J'ai poursuivi la statistique en recherchant combien d'individus des types 7, 8 et 9 (abstraction faite, qu'ils soient ou non en voie de croissance) mesuraient : a) de 0,6 à 0,9 mm. ; b) de 1 à 1,4 mm. (stades d'apparition des gonades) ; c) de 1,5 à 2,5 mm. (taille maximale).

Voici les résultats :

	Type 7	Type 8	Type 9
	—	—	—
0,6 à 0,9 mm.	7	130	13
1 à 1,4 mm.	5	126	38
1,5 à 2,5 mm.	2	114	44

Le résultat était bien prévu. Le nombre des types 7 et 8 diminue au fur et à mesure que la taille augmente, le nombre des types 9 croît au contraire.

Toutefois, fait qui mérite d'être relevé, près de 1/3 des types 8 atteint, sans passer au type supérieur, la taille adulte. Bien mieux, on peut trouver bon nombre de Méduses à cinq palpes oraux, à huit tentacules, présentant une taille supérieure à 2 mm., en pleine maturité sexuelle, sans aucune trace de croissance périphérique.

La multiplication des éléments radiaires est donc un incident fréquent mais nullement inéluctable, bon nombre de Méduses gardent intacte leur morphologie initiale.

CONCLUSIONS

a) Causes éventuelles des variations.

L'hétérogénéité de certaines populations de *Cladonema* pose le même problème que celui de la scissiparité sporadique que nous

avons décrite ailleurs. Pourquoi certaines Méduses voient-elles leurs éléments s'accroître en nombre, alors que d'autres conservent intacte leur morphologie initiale? Pourquoi chez les unes la multiplication des rayons débute-t-elle au niveau de la bouche, chez d'autres au niveau de l'ombrelle? La réponse me semble devoir être la même que pour la scissiparité : il doit s'agir d'une *hétérogénéité d'ordre génétique*. L'existence de *racés pures* (voir plus haut) en Méditerranée, au Japon etc. est tout à fait caractéristique à cet égard. Pour les populations mixtes, s'agit-il de mutations ou plutôt d'hybridations complexes au point géographique nodal d'une "Rassenkreis"? Il serait difficile de le dire. Mais une étude génétique de ce beau matériel serait souhaitable.

Soulignons cependant la différence existant entre la croissance oro-aborale et la croissance périphérique. La première est très intense dans le type de base 7. Sur 15 Méduses de cette catégorie, 2 seulement échappent à cette croissance. Elle est moins forte, quoique encore assez accentuée dans le type 8. Elle est beaucoup moins vive dans le type 9. Tout se passe comme si les Méduses à 7 tentacules étaient dans un état d'équilibre instable et qu'elles tendaient à acquérir un rayon supplémentaire; cette tension se fait encore sentir dans le type 8, quoique, comme nous l'avons déjà dit, maintes Méduses de cette catégorie gardent leur type. Les Méduses à 9 tentacules semblent mieux équilibrées; quelques unes seulement évoluent vers le type 10. Celui-ci n'a pas été trouvé dans son état d'achèvement mais les stades de transition rendent toutefois son existence, bien que rare, certaine.

La croissance périphérique en revanche se trouvera avec une égale fréquence, et assez grande dans le type 8 et le type 9 (1/3 des cas pour les deux formes). Il ne semble pas y avoir, à son égard, de "saturation" progressive.

b) *Le gradient axial de la Méduse.*

C'est en grande partie par des travaux de régénération sur des Polypes (*Tubularia*, *Corymorpha*) que CHILD a mis au point sa belle théorie du gradient physiologique (cf CHILD, 1928). CHILD et son école ont toujours tenté d'étendre cette notion à tout mode de développement, y compris l'ontogénèse normale. HUXLEY et DE BEER (1934) se sont ralliés résolument à cette manière de voir sans trop de succès cependant. Plus récemment, une analyse nouvelle du développement est parvenue à mieux intégrer la notion de dominance

physiologique et de gradient axial d'ailleurs dans l'étude causale de l'ontogénèse. Citons les beaux travaux de LUTHER (1937) sur l'œuf de Truite, l'intéressante étude de GILCHRIST (1937) sur "the nature of organic wholeness", enfin les articles récents de DALCQ (1938), DALCQ et PASTEELS (1938), qui envisagent plus particulièrement le cas de l'œuf d'Amphibien.

Dans sa mise au point, GILCHRIST énonce d'une façon remarquable les "field laws" (1) qui régissent la configuration et l'unité organique. Il y fait remarquer à juste titre que le centre d'intensité du gradient devient une partie particulière de l'organisme pendant le développe-

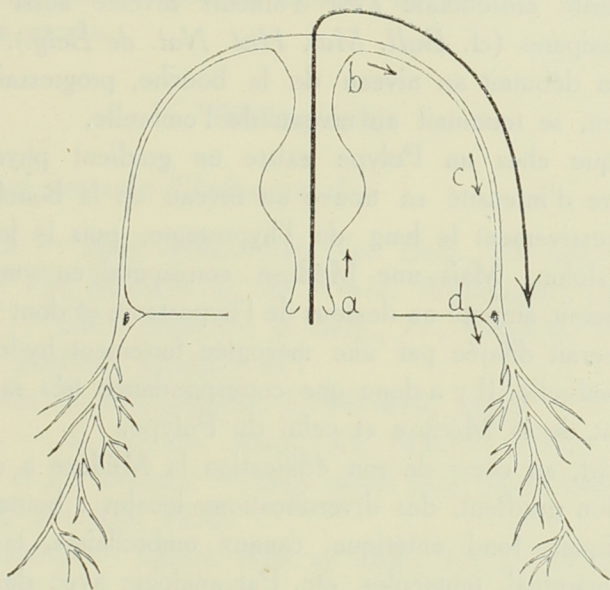


Fig. 3. — Schématisation du gradient axial de *Cladonema*.

ment (par exemple : "the high end of a gradient of an egg or a fragment of a hydroid becomes by development or regeneration, the lips of the mouth"; le rapprochement est saisissant). Cette partie se développe indépendamment des autres; mais inversement celles-ci se développent selon leurs relations spatiales avec le centre d'intensité (GILCHRIST, 1937, p. 255).

Cette dominance et cette subordination physiologique se retrouvent

(1) L'auteur dit "champ", employant le terme proposé par HUXLEY et de BEER de "gradient field". Il me semble que le terme de champ pourrait plus utilement être réservé pour des acceptions plus particulières.

avec la plus grande netteté chez notre Méduse. Un influx morphogénétique partant du centre d'intensité, de la bouche (point a de la fig. 3) provoque une morphogénèse progressive tout le long du manubrium et de l'ombrelle selon la grande flèche de la fig. 3. Mais un influx partant des points b, c, et d ne peut se propager que dans le même sens sans jamais avoir d'effet rétrograde. *Il existe manifestement une série de dominances physiologiques relatives s'établissant progressivement dans le sens oro-aboral le long du manubrium, ensuite depuis le sommet jusqu'à la périphérie de l'ombrelle.* La grande flèche de la fig. 3 indique donc la décroissance du gradient physiologique de la Méduse.

Cette polarité oro-aborale s'est d'ailleurs révélée aussi dans les individus scissipares (cf. *Bull. Mus. Hist. Nat. de Belg.*). Là aussi la subdivision débutait au niveau de la bouche, progressait le long du manubrium, se terminait au niveau de l'ombrelle.

On sait que chez un Polype existe un gradient physiologique dont le centre d'intensité se trouve au niveau de la bouche et qui décroît progressivement le long de l'hypostome, puis le long de la tige vers le stolon. Mais une Méduse correspond en somme à un Polype qui serait amputé en dessous de l'hypostome et dont l'insertion tentaculaire serait dilatée par une mésoglée fortement hydratée pour constituer l'ombrelle. Il y a donc une correspondance très satisfaisante entre gradient de la Méduse et celui du Polype.

D'autre part, au cours de son édification la Méduse a subi, tout le long de son gradient, des diversifications locales : boutons oraux, poches gastriques, fond entérique, canaux ombrellaires, taches oculaires, canal marginal, tentacules, etc. Par analogie avec des résultats de l'embryologie expérimentale des Vertébrés, on peut supposer qu'à la base de ces diversifications locales se trouvent des propriétés définies et déterminées, centrées sur un maximum et le débordant sous forme de "champ" (cf. WEISS, 1935). Nous pourrions dans ce cas parler de champ oral, de champ gastrique, de champ médullaire, de champ marginal etc. Il est caractéristique que le même influx morphogénétique circulant le long du gradient y provoque la formation successive des éléments typiques du champ qu'il a atteint. A cet égard, je voudrais attirer l'attention sur la formation du tentacule. On pourrait presque parler d'"induction" dans le sens où l'entendent les embryologistes. De quoi s'agit-il? De la simple rencontre du canal gastro-vasculaire et du canal marginal! Et l'on assiste progressivement au travail morphogénétique complexe aboutissant à la formation d'un

œil d'abord, puis à l'épanouissement du tentacule avec toutes ses différenciations. Il se peut qu'il y ait à la base de ce phénomène saisissant une simple relation quantitative accessible à l'investigation expérimentale. Ce qui plaide en ce sens c'est que dans deux cas accidentels, où une plicature de l'ombrelle avait produit l'accolement de deux portions du canal marginal, à ce point d'accolement surgissaient de curieuses manifestations d'hypermorphose : intrications complexes de deux à trois tentacules ayant chacun à leur base plusieurs taches oculaires.

Il est évident que cette morphogénèse continue qui se manifeste dans la Méduse de *Cladonema* ne peut que poser des problèmes que l'expérimentateur pourrait essayer de résoudre avec quelques chances de succès.

Bibliographie

En ce qui concerne *Cladonema* cf. :

- J. PASTEELS. — *Bull. Mus. Hist. Nat. Belg.*, 15, fasc. 6, 1939.
MAYER. — *The Medusae of the World*. Washington, 1910.
R. WEILL. — *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 71, 438-465, 1937.
Pour les gradients axiaux, voir :
C. M. CHILD. — *Protoplasma*, 5, 447-476, 1928.
A. DALCQ. — *C. R. Ass. Anat.*, 33, 145-155, 1938,
A. DALCQ et J. PASTEELS. — *Bul. Acad. Roy. Méd. Belg.*, 6^e série, 3, 261-308, 1938.
F. G. GILCHRIST. — *Quart. Rev. of Biol.*, 12, 251-270, 1937.
J. S. HUXLEY et G. R. DE BEER. — *The Elements of experimental Embryology*. Cambridge, 1934.
-